DOI:10.11931/guihaia.gxzw202406018

四种珍稀濒危石斛属植物光合特性及叶片显微结构的比较研究

陈妮[1,2]，彭丽辉[1]，江海都[1]，杨哲[2]，蒋强[3]，
仇硕[1]，熊忠臣[1]，韦霄[1]，柴胜丰[1*]
（1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所，广西植物功能物质与资源持续利用重点实验室，广西 桂林 541006；2. 桂林理工大学 旅游与风景园林学院，广西 桂林 541006；
3. 广西雅长兰科植物国家级自然保护区管理中心，广西 百色 533209）

摘　要：为探究濒危石斛属植物的光合特性及其叶片显微结构特征，该研究对滇桂石斛(*Dendrobium scoriarum*)、喇叭唇石斛(*D. lituiflorum*)、罗河石斛(*D. lohohense*)和钩状石斛(*D. aduncum*) 4 种石斛属植物的净光合速率（P_n）日变化、光响应曲线、CO_2响应曲线和叶绿素含量、叶片显微结构等指标进行测定。结果表明：(1) 滇桂石斛和钩状石斛白天 P_n 为正，上午 8:00—10:00 出现最大峰值，夜间 P_n 低于白天，存在 P_n 为正的情况；喇叭唇石斛和罗河石斛白天 P_n 日变化呈双峰曲线，白天 P_n 为正，夜间 P_n 为负值。(2) 4 种石斛属植物中，喇叭唇石斛的光合能力最强，罗河石斛的光适应范围最宽。(3) 喇叭唇石斛的初始羧化效率(α)、潜在最大净光合速率(A_{max})和光呼吸速率(R_p)显著($P<0.05$)大于其他 3 种石斛。(4)滇桂石斛和钩状石斛的叶片厚度(LT)大于喇叭唇石斛和罗河石斛，而气孔密度(SD)呈现相反趋势。(5) 喇叭唇石斛的叶绿素总量(Chl)、叶绿素 a(Chla)和叶绿素 b(Chlb)含量均显著($P<0.05$)大于其他 3 种石斛。(6) 叶肉厚度(MT)与最大净光合速率(P_{max})呈显著($P<0.05$)负相关；SD 与 P_{max} 呈极显著($P<0.01$)正相关，与 A_{max} 呈显著($P<0.05$)正相关；Chl 总量与 P_{max}、A_{max} 呈显著($P<0.05$)正相关。综上所述，较厚的叶肉组织和低气孔密度可能是 4 种石斛属植物应对弱光环境以及附生于树干或生长于岩石缺水环境的适应机制；叶肉厚度、气孔密度及叶绿素总含量是影响 4 种石斛光合能力大小的重要因素；在引种栽培的过程中营造适宜的光照环境，适当增加 CO_2 浓度有利于 4 种石斛属植物的生长。该研究结果可为其种质资源保育和引种栽培提供参考依据。

关键词：石斛属，光合特性，景天酸代谢(CAM)，叶片显微结构，叶绿素含量
中图分类号：Q945　　　　**文献标识码**：A

Comparative study on the photosynthetic properties of four rare and endangered *Dendrobium* species

CHEN Ni[1,2], PENG Lihui[1] , JIANG Haidu[1] , YANG Zhe[1,2], JIANG Qiang[3], QIU Shuo[1], XIONG Zhongchen[1] , WEI Xiao[1] , CHAI Shengfeng[1*]
（1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences/ Guangxi Key Laboratory of Plant Functional Phytochemicals and Sustainable*

基金项目：国家重点研发计划项目（2022YFF1300700）；广西林业局项目（2024LYKJ01）；广西林业科技推广示范项目(2023LYKJ03 and [2022]GT23)；广西植物功能物质与资源持续利用重点实验室项目（ZRJJ2023-6）。

第一作者：陈妮(2000—)，硕士研究生，主要研究方向为珍稀植物保育及其园林应用，(E-mail)2837860191@qq.com。
*__通信作者__：柴胜丰，博士，研究员，主要从事珍稀濒危植物保育及可持续利用研究，(E-mail)sfchai@163.com。

Utilization, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *College of Tourism and Landscape Architecture, Guilin University of Technology*, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. *Yachang Orchid National Nature Reserve Management Center*, Baise 533209, Guangxi, China）

Abstract: This study was carried out to determine the daily change of net photosynthetic rate (P_n), light response curve, CO_2 response curve, leaf chlorophyll content and leaf microstructure of four *Dendrobium* species, including *D. scoriarum*, *D. lituiflorum*, *D. lohohense*, and *D. aduncum*. The purpose of this investigation was to learn more about the photosynthetic characteristics of *Dendrobium* species. The results were as follows: (1) *Dendrobium scoriarum* and *D. aduncum* had positive P_n during the daytime, with the maximum peak at 8:00-10:00 a.m., and the nighttime P_n was lower than that during the daytime, and there was positive P_n. *Dendrobium lituiflorum* and *D. lohohense* showed a bimodal curve of P_n during the daytime, with positive P_n during the daytime and negative P_n during the nighttime. (2) Among the four species of *Dendrobium*, *D. lituiflorum* has the strongest photosynthetic capacity, while *D. lohohense* has the widest light adaptation range. (3) The initial carboxylation efficiency (α), potential maximum net photosynthetic rate (A_{max}) and photorespiration rate (R_p) of *D. lituiflorum* were significantly (P<0.05) greater than those of the other three *Dendrobium* species. (4) The leaf thickness (LT) of *D. aduncum* and *D. scoriarum* were greater than those of *D. lituiflorum* and *D. lohohense*, while stomatal density (SD) showed an opposite trend. (5) The total chlorophyll content (Chl), chlorophyll a (Chla), and chlorophyll b (Chlb) of *D. lituiflorum* were significantly (P<0.05) higher than those of the other three *Dendrobium* species. (6) The mesophyll thickness (MT) was significantly (P<0.05) negatively correlated with maximum net photosynthetic rate (P_{max}); The SD was highly significant (P<0.01) positively correlated with P_{max}, and significantly (P<0.05) positively correlated with potential maximum net photosynthetic rate (A_{max}); total chlorophyll content (Chl) was significantly (P<0.05) positively correlated with P_{max} and A_{max}. In conclusion, the four *Dendrobium* species may respond to low light levels, being affixed to tree trunks, or growing in stony, water-deficient settings by developing larger leaf pulp tissue and low stomatal density. The four *Dendrobium* species' total chlorophyll concentration, stomatal density, and leaf pulp thickness are significant determinants of their photosynthetic potential. For the four *Dendrobium* species to flourish during introduction and cultivation, it is helpful to establish a proper light environment and raise the CO_2 content adequately. The findings of this research can serve as a foundation of reference for the introduction of agriculture and the preservation of genetic resources.

Key words: *Dendrobium*, photosynthetic properties, crassulacean acid metabolism(CAM), leaf microstructure, chlorophyll content

石斛属(*Dendrobium*)植物隶属于兰科(Orchidaceae)树兰亚科(Epidendroideae)沼兰族(Malaxideae)，许多石斛种类不仅具有观赏价值，而且具有很高的药用价值(鲜小林等，2013; 林涛等，2016)。据杨红旗等(2021)统计，目前我国共有石斛属植物 104 种，其中我国特有种 13 种，除霍山石斛(*D. huoshanense*)和曲茎石斛(*D. flexicaule*)被列为一级保护外，其他均为我国二级重点保护野生植物。石斛属多为附生或岩生植物，主要生长在热带及亚热带地区原始森林和相似的温暖湿润的自然环境中(刘张栋，2014)。我国石斛属植物主要分布于秦岭、淮河以南，30° N 以南地区，由南向北种类逐渐减少，云南和广西是我国石斛属植物资源种类分布最多的地区(龚建英等，2015)。滇桂石斛(*D. scoriarum*)分布于我国广西、贵州西南部和云南东南部，生于海拔约 1 200 m 的石灰山岩石上或树干上；喇叭唇石斛(*D. lituiflorum*)

分布于广西西南部、云南西南部，生于海拔 800~1 600 m 的山地阔叶林中树干上；罗河石斛(*D. lohohense*)分布于中国湖北西部、湖南西南部至北部、广东北部、广西东南部至西部、四川东南部、贵州、云南东南部，生于海拔 980~1 500 m 的山谷或林缘的岩石上；钩状石斛(*D. aduncum*)分布于中国湖南东北部、广东南部、香港、海南、广西、贵州西南部至东南部、云南东南部生长于海拔约 1 200 m 的山地林中树干上(吉占和，1999)。近年来这 4 种石斛野生资源受到极为严重破坏，濒危状况日趋严重，对其开展种质资源保护具有重要意义。

光合作用是植物生长发育的生理基础，依据光合特性能够判断和确定植物的生态需求和最适宜的环境条件(Adamec, 1997)。光的适应范围、弱光的利用效率以及黑暗条件下消耗有机物的能力等光合生理特征能够反映出植物的光合能力，进而反映其对环境的适应性(许爱祝等，2024)。研究表明，濒危物种的光合特性可能是影响其物种分布以及濒危程度的主要内在因素之一(石松利等，2012；柴胜丰等，2015；欧明烛等，2023)。此外，植物在长期适应环境和发展进化过程中，植物个体会在形态结构和生理生化功能上发生变化，而叶片作为植物进行光合作用的主要器官，其显微结构以及光合色素含量的变化会直接或间接地影响植物的光合作用(Tian et al., 2016；Harrison et al., 2021; Xu et al., 2022；Ni et al., 2022)。叶肉是叶片光合的主要部位，栅栏组织和海绵组织厚度等组织结构的差异影响着叶绿体的分布和光合作用。研究表明，植物光合速率与其叶片厚度、栅栏组织厚度以及叶绿素含量等参数存在较强相关性(沈立明等，2021；董梦宇等，2022)。碳同化途径是光合作用的一个重要的方面，是植物有机物积累的重要过程。高等植物光合碳同化途径类型可分为卡尔文循环(Calvin cycle, C_3)、四碳二羧酸循环(C4-dicarboxylic cycle, C_4)和景天酸代谢途径(crassulacean acid metabolism, CAM)。C_3 途径是最基本的光合作用途径，C_4 和 CAM 光合作用途径在进化上源自 C_3 光合作用。部分 C_3 植物能够在 C_3 和 CAM 模式之间切换，这被称为兼性 CAM 植物(Facultative CAM, C3-CAM)(Qiu et al., 2015)。研究表明，在石斛属中不仅有 C_3 光合途径(朱巧玲等，2013a; b)和专性 CAM(Obligate CAM)(周安琪，2019)，还有在受到环境胁迫下呈现出的兼性 CAM(苏文华和张光飞，2003a,b)。碳同化途径与植物的光合效率密切相关(龚春梅等，2009)，了解石斛属植物的碳同化途径类型，有助于我们深入研究其光合作用机制。石斛属植物生长于树干和岩石上，生境特殊，生长发育缓慢，且野生资源遭到破坏，许多野生品种濒临灭绝，设施栽培已成为满足石斛巨大市场需求的重要途径。研究石斛属植物的光合特性及叶片显微结构，了解影响其生长发育的因素，有助于判断植物的最佳栖息地条件，为其开展合适的保育措施以及引种栽培工作提供重要参考。

目前，关于滇桂石斛、喇叭唇石斛、罗河石斛和钩状石斛的研究主要在组织培养(包英华等，2008；韦莹等，2010)、栽培(周艳等，2013)、繁育系统(刘江枫，2021)、遗传多样性和亲缘关系(王慧中等，2006)等方面，关于其光合特性及叶片显微结构的研究还未见报道。因此，本研究以滇桂石斛、喇叭唇石斛、罗河石斛和钩状石斛为对象，通过对这 4 种石斛属植物的光合特性和叶片显微结构的比较研究，拟解决以下问题：(1) 4 种石斛属植物光合特性存在怎样的差异；(2) 如果 4 种石斛属植物光合特性存在差异，与其叶片显微结构、叶绿素含量是否相关；(3) 4 种濒危石斛属植物的光合特性和叶片显微结构特征如何与其附生树干或生长于岩石上的缺水生境相适应。

1 材料与方法

1.1 试验材料

4 种石斛试验苗均为盆栽成年植株，滇桂石斛、喇叭唇石斛、罗河石斛和钩状石斛分别从广西天峨(2021 年)、云南普洱(2021 年)、广西恭城(2020 年)及广西永福引入(2021 年)广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所内(110°17′ E、25°01′ N，海拔 178 m)，栽植于内径为 21 cm，深 18 cm 的塑料花盆中，栽培基质为水苔，生长于透光率为 20%的遮阴棚下，均长

势良好。试验所用的植物叶片均选取当年生成熟叶。

1.2 研究方法

1.2.1 净光合速率日变化的测定

试验于 2023 年 10 月 7 日上午 8:00 至 10 月 8 日上午 6:00 分别选取 4 种石斛的健康成熟叶片，采用 Li-6400XT 便携式光合作用系统(美国 Li-cor 公司生产)并利用自然光和环境中的 CO_2 浓度测定其叶片的净光合速率(P_n)日变化，每间隔 2 h 测定一次，每个叶片重复测定 3 次，取平均值。每个物种测定 3 株。2023 年 10 月 7 日日出时间(北京时间)为 06:33:15，日落时间(北京时间)为 18:20:17；2023 年 10 月 8 日日出时间(北京时间)为 06:33:41，日落时间(北京时间)为 18:19:17。

1.2.2 光合-光响应曲线的测定

试验于 2023 年 10 月 1 日至 10 月 6 日上午 7:00—10:00 进行。采用 Li-6400XT 便携式光合仪(美国 Li-cor 公司生产)进行光合-光响应曲线的测定，测定时选取健康、无病虫害的完整叶片，通过预实验了解其大致饱和光强，在饱和光强下诱导 30 min 以激活光合系统。用 CO_2 钢瓶控制浓度，设置固定 CO_2 浓度为 400 $\mu mol \cdot mol^{-1}$。设定光强梯度为 1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20、10、0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$。每个物种测定 3 株。以光量子通量密度(photosynthetic photon flux density，PPFD)为横轴，P_n 为纵轴绘制光合-光响应曲线。利用叶子飘的光合计算 4.1.1 软件的直角双曲线修正模型拟合并计算光响应曲线(叶子飘，2010)。

1.2.3 光合-CO_2 响应曲线的测定

试验于 2023 年 10 月 1 日至 10 月 6 日上午 7:00—10:00 进行。测量前设置 600 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 的光强对待测叶片进行诱导。设空气流速为 0.5 $L \cdot min^{-1}$，叶片温度设为 28 ℃。设为固定光强 600 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，$CO_2$ 浓度梯度设为 400、300、200、150、100、50、400、400、600、800、1 000、1 200、1 500、2 000 $\mu mol \cdot mol^{-1}$(用 CO_2 钢瓶控制浓度)。测定时在每个 CO_2 下平衡 150~180 s，系统自动记录不同 CO_2 浓度下的 P_n。每个物种测定 3 株。参比室 CO_2 浓度(C_r)为横轴，P_n 为纵轴绘制 P_n-C_r 曲线图。利用叶子飘的光合计算 4.1.1 软件的直角双曲线修正模型拟合并计算 CO_2 响应曲线的光合参数(叶子飘，2010)。

1.2.4 叶绿素含量的测定

从进行光合测定的植株(每个物种各选取 3 株)上分别采集 4~8 枚方位与光合指标测定时方位一致的成熟叶片进行叶绿素含量的测定。用打孔器取 20 片 1 cm^2 的小叶片，将叶片剪碎后放入 25 mL 容量瓶内，用 95%乙醇定容，避光静置 24 h 后用紫外可见分光光度计(美国 Perkin Elmer 公司生产)测定提取液在波长 665 nm 和 649 nm 下的吸光值，根据李合生(2000)的公式计算出叶绿素 a(chlorophyll a, Chla)、叶绿素 b (chlorophyll b, Chlb)的含量、总叶绿素(total chlorophyll, Chl)含量及叶绿素 a 与 b 的比值(chlorophyll a/chlorophyll b，Chla/b)。

1.2.5 叶片显微结构的参数测定

1.2.5.1 叶片解剖结构

从进行光合测定的植株(每个物种各选取 3 株)取样，每株选取与光合指标测定时方位一致的成熟叶片各 3 片，参照李冬林等(2019)的方法制作石蜡切片，利用光学显微镜观测并拍照，然后使用 CaseViewer 软件测量上表皮细胞厚度(upper epidermal thickness，UET)、下表皮细胞厚度(lower epidermal thickness，LET)、叶片厚度(leaf thickness, LT)、叶肉厚度(mesophyll thickness，MT)。每个样品选取 3 张切片，每个样品随机观察 5 个视野，测定统计各指标参数。

1.2.5.2 叶片表皮特征

从进行光合测定的植株(每个物种各选取 3 株)取样，每株选取与光合指标测定时方位一致的成熟叶片各 3 片，将叶片切成小块放入 2.5%的戊二醛溶液中固定，24 小时后进行乙醇

逐级脱水[30%、50%、70%、90%、100%（其中 100%为 2 次），每次时间间隔 15 min]，然后进行 CO_2 临界点干燥和镀金，利用真空电子扫描电镜(ZEISS EVO18)观察叶片上表皮、下表皮并拍照记录(潘李泼等，2023)。使用 Axio Vision SE64Rel.4.9.1 软件观察并测量气孔长轴(stomatal length，SL)、短轴(stomatal width，SW)，根据公式(宋杰等，2019)计算气孔面积(stomatal area，SA）和气孔密度(stomatal density，SD)。

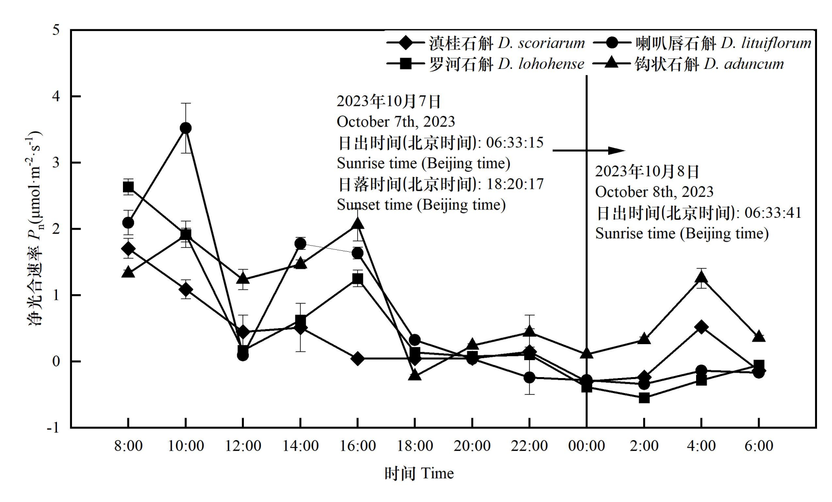
1.3 数据分析

利用 Excel 2016 对试验结果进行处理，采用 SPSS Statistics 26.0 进行单因素方差检验，用 Duncan 法进行多重比较，并对光合特征参数、叶绿素含量和叶片显微结构特征进行相关性分析，使用 Origin 2022 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 4 种石斛属植物净光合速率日变化比较

4 种石斛属植物均存在午间净光合速率 P_n 下降的情况(图 1)。喇叭唇石斛和罗河石斛的 P_n 呈双峰曲线，第一个峰值远大于第二个峰值且二者夜间 P_n 为负值。在上午 8:00 至 10:00 时段内，喇叭唇石斛和罗河石斛的 P_n 相对较高，罗河石斛的最大 P_n 出现在 8:00 左右，喇叭唇石斛则出现在 10:00 左右。滇桂石斛和钩状石斛白天 P_n 为正，夜间 P_n 存在为正值的情况。滇桂石斛 P_n 最大值出现在上午 8:00 左右，钩状石斛最大值出现在下午 16:00 左右。



误差条表示平均值±标准差(n=3)。下同。

Error bars indicate mean ± standard deviation (n=3). The same below.

图 1 4 种石斛属植物叶片的净光合速率日变化

Fig.1 Daily variation in net photosynthetic rate of leaves of four *Dendrobium* species

2.2 4 种石斛属植物光合-光响应参数比较

当光量子通量密度(PPFD)在 0~200 μmol·m^{-2}·s^{-1} 范围内，4 种石斛属植物的 P_n 呈直线上升，整体上，P_n 表现为喇叭唇石斛>滇桂石斛>罗河石斛>钩状石斛(图 2)。滇桂石斛和喇叭唇石斛的表观量子效率(apparent quantum yield，AQY)显著高于罗河石斛和钩状石斛(P<0.05)(表 1)。喇叭唇石斛的最大净光合速率(maximum net photosynthetic rate，P_{max})显著高于其他 3 种石斛(P<0.05)。罗河石斛和滇桂石斛的光饱和点(light saturation point，LSP)显著高于喇叭唇石斛和钩状石斛(P<0.05)。钩状石斛的光补偿点(light saturation point，LCP)显著高于其他 3 种石斛(P<0.05)。滇桂石斛和钩状石斛的暗呼吸速率(dark respiration rate，R_d)显著高于罗河石斛和喇叭唇石斛(P<0.05)，4 种石斛属植物均在光强达到光饱和点后，出现不同程度的 P_n 下降情况，喇叭唇石斛和钩状石斛光抑制现象较其他两种石斛更明显。

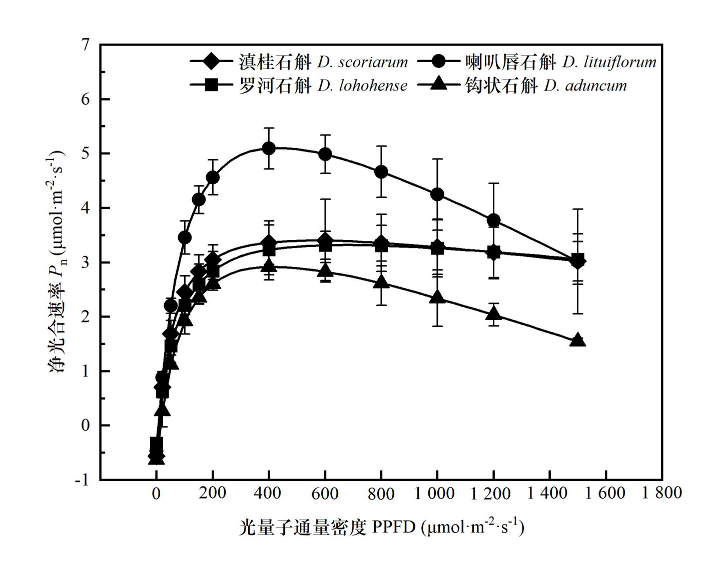


图 2 4 种石斛属植物的光合—光响应曲线

Fig.2 Photosynthesis-light response curves of leaves of four *Dendrobium* species

表 1 4 种石斛属植物叶片的光合-光响应参数

Table 1 Photosynthetic-light response parameters of leaves of four *Dendrobium* species

物种 Species	表观量子效率 AQY (μmol·μmol^{-1})	最大净光合速率 P_{max} (μmol·m^{-2}·s^{-1})	光饱和点 LSP (μmol·m^{-2}·s^{-1})	光补偿点 LCP (μmol·m^{-2}·s^{-1})	暗呼吸速率 R_d (μmol·m^{-2}·s^{-1})
滇桂石斛 *D. scoriarum*	0.087 0±0.008 2a	3.407±0.435b	564.71±47.40b	7.318±0.336b	0.561±0.067a
喇叭唇石斛 *D. lituiflorum*	0.082 0±0.007 5a	5.115±0.426a	446.57±54.74c	6.075±0.808bc	0.465±0.035b
罗河石斛 *D. lohohense*	0.060 8±0.004 5b	3.326±0.405b	676.69±86.98a	5.746±0.259c	0.324±0.034c
钩状石斛 *D. aduncum*	0.055 0±0.003 8b	2.918±0.164b	450.24±31.20c	13.176±1.234a	0.630±0.026a

注:同列不同字母表示差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different letters in the same column indicate significant differences (P<0.05). The same below.

2.3 4 种石斛属植物光合-CO_2 响应参数比较

4 种石斛属植物随着 CO_2 浓度的增加 P_n 存在差异，当 CO_2 浓度大于 1 200 μmol·mol^{-1} 后，P_n 的大小表现为喇叭唇石斛>滇桂石斛>钩状石斛>罗河石斛(图 3)。喇叭唇石斛的初始羧化效率(α)、潜在最大净光合速率(potential maximum net photosynthetic rate, A_{max})和光呼吸速率(photorespiration rate, R_p)显著大于滇桂石斛、罗河石斛和钩状石斛(P<0.05)，而 CO_2 补偿点(carbon dioxide compensation point，CCP)和 CO_2 饱和点(carbon dioxide saturation point, CSP)则低于后三者(表 2)。

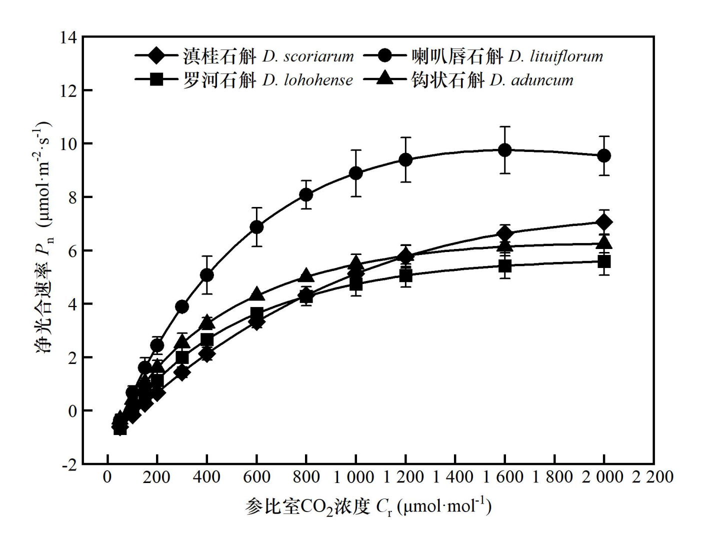


图 3 4 种石斛属植物的光合-CO_2 响应曲线

Fig.3 Photosynthesis-CO_2 response curves of leaves of four *Dendrobium* species

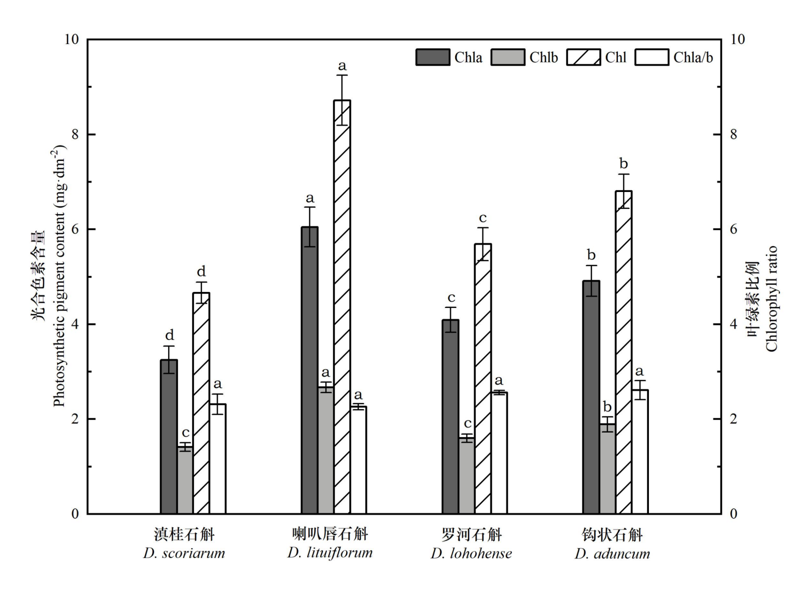
表 2 4 种石斛属植物叶片的光合-CO_2 响应参数

Table 2 Photosynthetic-CO_2 response parameters of leaves of four *Dendrobium* species

物种 Species	初始羧化效率 α ($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	潜在最大净光合速率 A_{max} ($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	CO_2 饱和点 CSP ($\mu mol\cdot mol^{-1}$)	CO_2 补偿点 CCP ($\mu mol\cdot mol^{-1}$)	光呼吸速率 R_p ($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)
滇桂石斛 *D. scoriarum*	0.009 7±0.000 8c	7.268±0.681b	2 451.07±522.40a	118.98±4.51a	1.091±0.040b
喇叭唇石斛 *D. lituiflorum*	0.024 2±0.002 6a	9.770±0.961a	1 650.48±136.93b	66.91±3.09c	1.507±0.146a
罗河石斛 *D. lohohense*	0.017 5±0.001 3b	5.609±0.556c	2 262.27±104.75a	98.07±9.48b	0.324±0.034c
钩状石斛 *D. aduncum*	0.018 5±0.001 5b	6.262±0.421bc	2 043.452±276.88ab	71.15±5.56c	1.183±0.146b

2.4 4 种石斛属植物叶绿素含量比较

4 种石斛属植物总叶绿素(Chl)、叶绿素 a(Chla)含量的大小依次表现为喇叭唇石斛>钩状石斛>罗河石斛>滇桂石斛，喇叭唇石斛的 Chl、Chla 和叶绿素 b(Chlb)含量均显著大于其他 3 种石斛属植物($P<0.05$)(图 4)。Chla/b 值在 4 种石斛属植物间无显著性差异($P>0.05$)。



不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Different letters indicate significant differences (P<0.05).

图 4 4 种石斛属植物的叶绿素含量及比例

Fig.4 Chlorophyll content and ratio of four *Dendrobium* species

2.5 4 种石斛属植物叶片显微结构比较

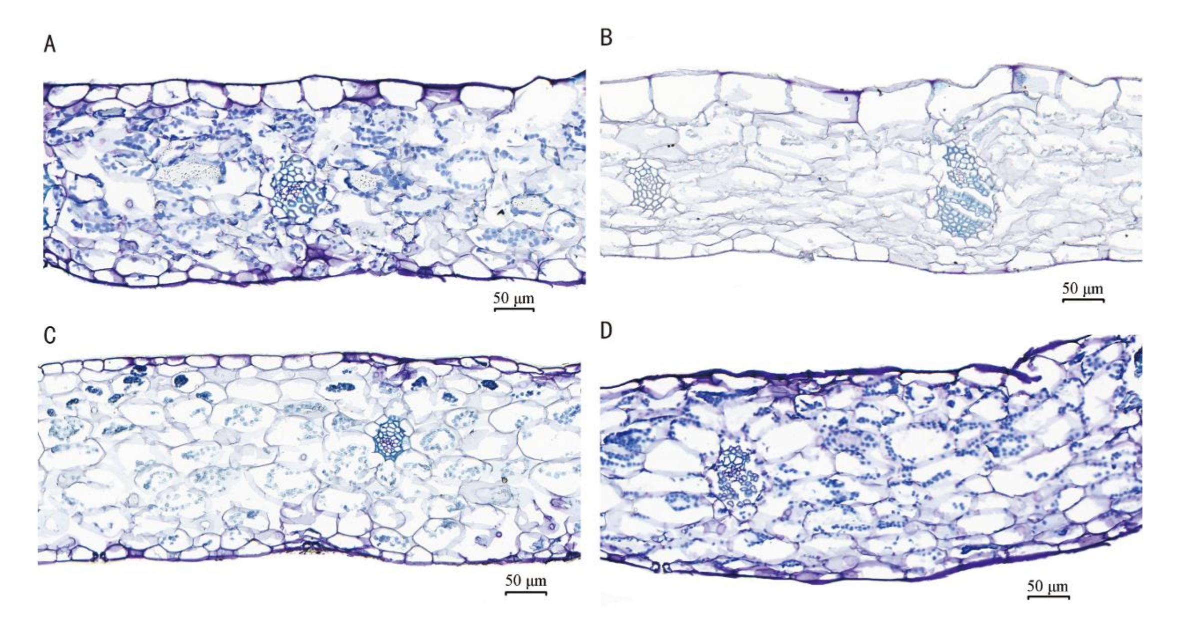
2.5.1 叶片横切面解剖结构

4 种石斛属植物叶片结构相似，由上表皮、下表皮、叶肉组织和叶脉构成，叶肉组织未见明显的栅栏组织和海绵组织分化，维管束鞘与相邻的叶肉细胞未构成“花环”状结构。滇桂石斛和钩状石斛的叶片厚度(leaf thickness, LT)大于喇叭唇石斛和罗河石斛。4 种石斛属植物的上表皮细胞厚度(upper epidermal thickness, UET)均大于下表皮细胞厚度(lower epidermal thickness, LET)。叶肉厚度的大小依次为钩状石斛>滇桂石斛>罗河石斛>喇叭唇石斛。4 种石斛属植物叶片厚度在 200~300 μm 之间，远低于肉饼兜兰(*Paphiopedilum* ‘Pacific Shamrock’)(张英杰等，2017)、梳帽卷瓣兰(*Bulbophyllum andersonii*)和栗鳞贝母兰(*Coelogyne flaccida*)(吴天柔等，2024)，而与无距虾脊兰(*Calanthe tsoongiana*)(217.05 μm)(蒋雅婷等，2019)较为接近，属于薄叶型。

表 3 4 种石斛属植物的叶片横切面解剖结构参数

Table 3 Anatomical structural parameters of cross-sectional anatomy of leaves of four *Dendrobium* species

物种 Species	叶片厚度 LT (μm)	叶肉厚度 MT (μm)	上表皮厚度 UET (μm)	下表皮厚度 LET (μm)
滇桂石斛 *D. scoriarum*	262.60±11.30a	220.87±9.90ab	29.37±1.80ab	13.87±1.03b
喇叭唇石斛 *D. lituiflorum*	230.13±25.11ab	172.53±22.50c	31.87±4.71a	23.93±2.16a
罗河石斛 *D. lohohense*	216.70±24.39b	189.23±23.58bc	15.10±0.78c	12.23±0.86b
钩状石斛 *D. aduncum*	268.70±19.10a	232.27±15.65a	24.47±1.97b	15.03±1.76b



A. 滇桂石斛的叶片横切面解剖结构；**B**. 喇叭唇石斛的叶片横切面解剖结构；**C**. 罗河石斛的叶片横切面解剖结构；**D**. 钩状石斛的叶片横切面解剖结构。

A. Cross-sectional anatomy of the leaf blade of *D. scoriarum*; **B**. Cross-sectional anatomy of the leaf blade of *D. lituiflorum*; **C**. Cross-sectional anatomy of the leaf blade of *D. lohohense*; **D**. Cross-sectional anatomy of the leaf blade of *D. aduncum*.

图 5 4 种石斛属植物的叶片横切面解剖结构

Fig.5 Cross-sectional anatomy of leaves of four *Dendrobium* species

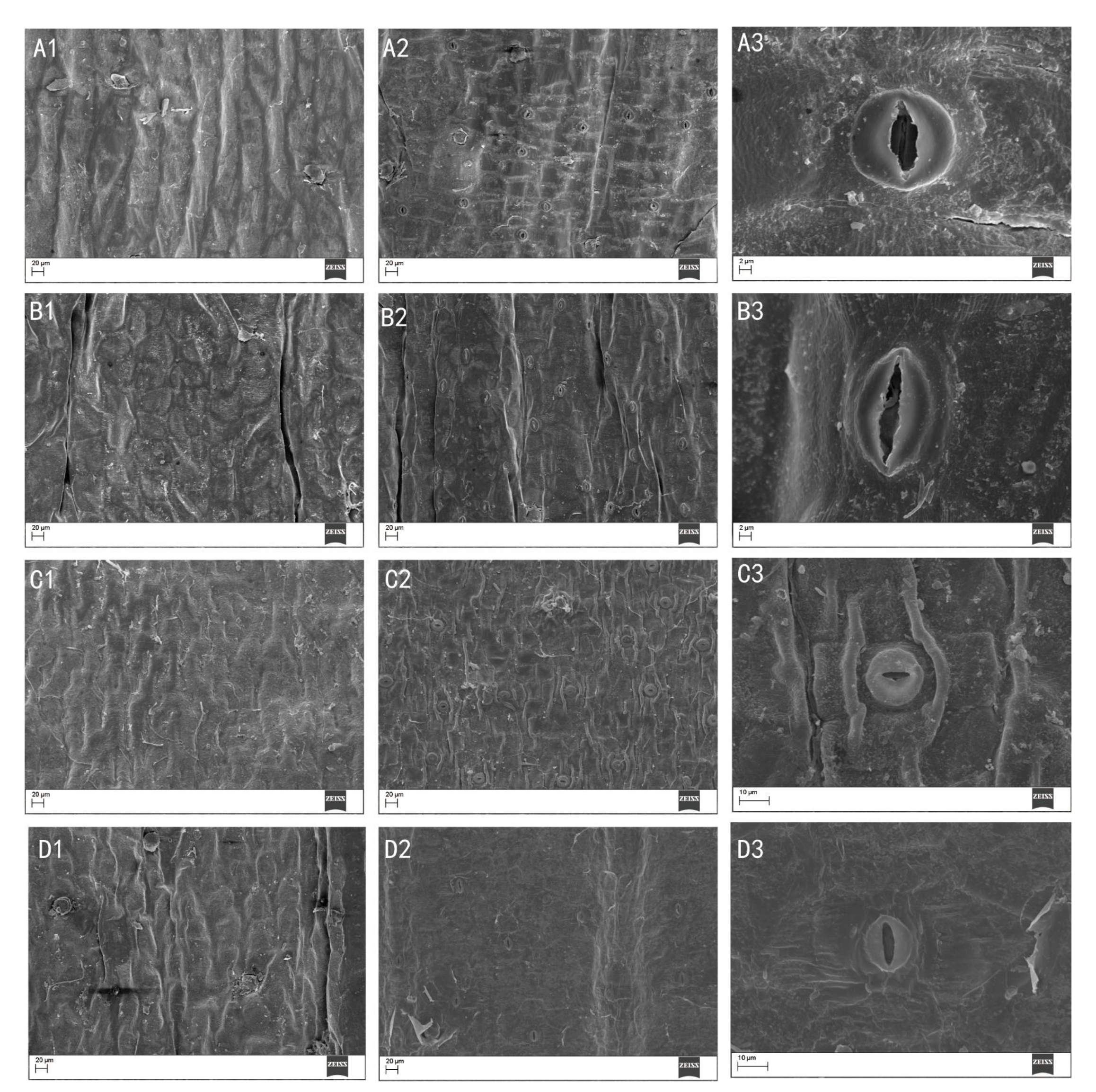
2.5.2 气孔特征

滇桂石斛、喇叭唇石斛、罗河石斛和钩状石斛的气孔仅分布于叶片下表皮。喇叭唇石斛和罗河石斛的气孔密度(stomatal density, SD)显著大于滇桂石斛和钩状石斛(P<0.05)。喇叭唇石斛和钩状石斛的气孔长轴(stomatal length, SL)显著大于滇桂石斛和罗河石斛(P<0.05)；喇叭唇石斛的气孔面积(stomatal area, SA)显著大于其他 3 种石斛(P<0.05)。4 种石斛属植物的气孔短轴(stomatal width，SW)无显著差异(P>0.05)。

表 4 4 种石斛属植物的叶片气孔指标

Table 4 Leaf stomatal indicators of four *Dendrobium* species

物种 Species	气孔密度 SD (ind.·mm^2)	气孔长轴 SL (μm)	气孔短轴 SW (μm)	单个气孔面积 SA (μm^2)
滇桂石斛 *D. scoriarum*	55.40±4.62c	13.21±0.88b	4.82±0.62a	49.79±3.99b
喇叭唇石斛 *D. lituiflorum*	115.42±9.23a	17.10±0.76a	4.41±0.32a	59.37±6.53a
罗河石斛 *D. lohohense*	86.18±9.61b	10.13±0.63c	4.05±0.31a	32.17±2.21c
钩状石斛 *D. aduncum*	52.32±2.67c	15.49±1.34a	4.00±0.49a	48.30±2.44b



A1、A2、A3 分别为滇桂石斛的上表皮、下表皮结构和气孔；B1、B2、B3 分别为喇叭唇石斛的上表皮、下表皮结构和气孔；C1、C2、C3 分别为罗河石斛的上表皮、下表皮结构和气孔；D1、D2、D3 分别为钩状石斛的上表皮、下表皮结构和气孔。

A1, A2, and A3 are the upper epidermis, lower epidermal structure, and stomata of *D. scoriarum*, respectively; B1, B2, and B3 are the upper epidermis, lower epidermal structure, and stomata of *D. lituiflorum*, respectively; C1, C2, and C3 are the upper epidermis, lower epidermal structure, and stomata of *D. lohohense*, respectively; D1, D2 and D3 are the upper epidermis, lower epidermal structure and stomata of *D. aduncum*, respectively.

图 6 4 种石斛属植物的气孔特征

Fig.6 Stomatal characteristics of four *Dendrobium* species

2.6 4 种石斛属植物叶片显微结构、叶绿素含量与光合特征参数的相关性分析

4 种石斛属植物叶片厚度 LT 与 LCP 呈显著(P<0.05)正相关(相关系数为 0.596)；叶肉厚度 MT 与 P_{max} 呈显著负相关(相关系数为-0.590)(P<0.05)，与 LCP 呈显著正相关(相关系数为 0.658)(P<0.05)；气孔密度 SD 与 P_{max} 呈极显著正相关(相关系数为 0.784)(P<0.01)，与 LCP、初始羧化效率α、A_{max} 呈显著相关关系（相关系数分别为-0.660、0.689、0.576）(P<0.05)；单个气孔面积 SA 与 LSP 呈极显著负相关(相关系数为-0.763)(P<0.01)，与 A_{max} 呈极显著正相关(相关系数为 0.834)(P<0.01)；Chl 与 P_{max}、A_{max} 呈显著正相关(相关系数分别为 0.651 和 0.639)(P<0.05)，与初始羧化效率α呈极显著正相关(相关系数为 0.875)(P<0.01)，与 CSP、CCP

呈极显著负相关(相关系数分别为-0.713 和-0.877)($P<0.01$)；Chla/b 与光合特征参数无显著相关性($P>0.05$)。

表 5 4 种石斛属植物叶片显微结构、叶绿素含量与光合特征参数的相关性分析

Table 5 Correlation analysis of leaf microstructure, chlorophyll content and photosynthetic characteristic parameters of four *Dendrobium* species

指标 Index	AQY	P_{max}	LSP	LCP	α	A_{max}	CSP	CCP	Chl	Chla/b	LT	MT	SD	SA
AQY	1													
P_{max}	0.544	1												
LSP	0.068	-0.171	1											
LCP	-0.541	-0.507	-0.538	1										
α	-0.216	0.589*	-0.415	-0.031	1									
A_{max}	0.586*	0.784**	-0.526	-0.270	0.480	1								
CSP	0.140	-0.567	0.505	-0.014	-0.696*	-0.433	1							
CCP	0.322	-0.396	0.605*	-0.360	-0.879**	-0.355	0.693*	1						
Chl	-0.016	0.651*	-0.544	0.032	0.875**	0.639*	-0.713**	-0.877**	1					
Chla/b	-0.490	-0.412	0.233	0.418	-0.029	-0.521	0.276	-0.146	-0.082	1				
LT	0.004	-0.279	-0.448	0.596*	-0.230	-0.061	0.036	0.025	-0.297	-0.167	1			
MT	-0.236	-0.590*	-0.202	0.658*	-0.403	-0.412	0.279	0.181	-0.534	0.054	0.919**	1		
SD	0.279	0.784**	0.052	-0.660*	0.689*	0.576*	-0.488	-0.405	0.710**	-0.237	-0.704*	-0.883**	1	
SA	0.418	0.573	-0.763**	0.136	0.319	0.834**	-0.532	-0.364	0.531	-0.545	0.357	-0.005	0.191	1

注: * 表示显著相关（$P<0.05$）；** 表示极显著相关（$P<0.01$）。$\boldsymbol{P_{max}}$. 最大净光合速率；**AQY**. 表观量子效率；**LSP**. 光饱和点；**LCP**. 光补偿点；$\boldsymbol{\alpha}$. 初始羧化效率；$\boldsymbol{A_{max}}$. 潜在最大净光合速率；**CSP**. CO_2 饱和点；**CCP**. CO_2 补偿点；**Chl**. 叶绿素总量；**Chla/b**. 叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值；**LT**. 叶片厚度；**MT**. 叶肉厚度；**SD**. 气孔密度；**SA**. 单个气孔面积。

Note: * indicates significant correlation ($P<0.05$); ** indicates highly significant correlation ($P<0.01$). $\boldsymbol{P_{max}}$. Maximum net photosynthetic rate; **AQY**. Apparent photosynthetic quantum efficiency; **LSP**. Light saturation point; **LCP**. Light compensation point; $\boldsymbol{\alpha}$. Initial carboxylation efficiency; $\boldsymbol{A_{max}}$. Potential maximum net photosynthetic rate; **CSP**. CO_2 saturation point; **CCP**. CO_2 compensation point; **Chl**. Total chlorophyll; **Chla/b**. Ratio of chlorophyll a to chlorophyll b; **LT**. Leaf thickness; **MT**. Mesophyll thickness; **SD**. Stomatal density; **SA**. Stomatal area.

3 讨论与结论

3.1 光合特性

3.1.1 光合作用碳同化途径

测定植物夜间有无 CO_2 净吸收是判断是否为 CAM 植物的方法之一(毛宗渊和张维经，1985)，昼夜连续测定植物净光合速率日变化可以帮助判断植物的光合作用碳同化途径。夜间吸收 CO_2 是以 CAM 为碳同化途径的特征，而全天持续吸收 CO_2 的只有兼性 CAM 植物(龚宁等，1992)。本研究中，滇桂石斛和钩状石斛白天光合速率为正且出现最大峰值，夜晚净光合速率比白天低，但存在光合速率为正的情况，因此推断二者均存在 CAM 碳同化途径，这与周安琪(2019)对兼性 CAM 植物铁皮石斛(*D. officinale*)、金钗石斛(*D. nobile*)和重唇石斛(*D. hercoglossum*)的研究结果较为相似。喇叭唇石斛和罗河石斛的 P_n 日变化呈双峰曲线，白天光合速率为正且出现最大峰值，夜晚的光合速率为负值，表现出 C_3 途径的特征。该结果与朱巧玲等(2013b)对束花石斛(*D. chrysanthum*)和黄花石斛(*D. dixanthum*)的研究以及杨丽娜

等(2011)对鼓槌石斛(*D. chrysotoxum*)的研究结果较为相似。环境胁迫(如干旱)一定程度上能够影响 CAM 植物光合碳代谢同化的表达(Borland, 2011; Qiu et al., 2015)。本试验中，喇叭唇石斛和罗河石斛 P_n 变化表现为 C_3 植物的特征，但并不能排除在特定的环境下是否会诱导 CAM 的表达，要准确判断其是否为专性 C_3 植物还需做环境胁迫等相关试验进行验证。

3.1.2 光合-光响应参数和光合-CO_2 响应参数特征

植物的光合特征参数能够反映植物的光合能力及其对不同光照环境的响应对策，进而探讨植物对环境的适应能力(Yokoya et al., 2007) 。P_{max} 与植物固碳能力有关，P_{max} 越高，植物积累有机物的能力越强(Mahmud et al., 2018)。本研究中，4 种石斛属植物中，喇叭唇石斛的 P_{max} 显著大于其他 3 种石斛，表明喇叭唇石斛的积累有机物的能力高于其他 3 种石斛。4 种石斛的 LCP 均小于 20 μmol·m^{-2}·s^{-1}，LSP 小于 1000 μmol·m^{-2}·s^{-1}，属于阴生植物(蒋高明等，2004)，这与齿瓣石斛(*D. devonianum*)、美花石斛(*D. loddigesii*)、铁皮石斛等石斛属植物的研究结果相似(刘高慧等，2014；沈宗根等，2010)。植物的 LCP 是衡量植物适应弱光环境的指标，LSP 则体现植物喜光程度，LCP 与 LSP 值相差越大，植物对光的适应范围越广(冷寒冰等，2014)。4 种石斛中，喇叭唇石斛和钩状石斛具有更低 LSP，在光强达到光饱和点后，出现明显光抑制现象，表明其光系统对强光更为敏感；而滇桂石斛和罗河石斛随光强的增加未出现明显光抑制且二者的 LSP 显著大于前两者，说明其对强光适应性更好。4 种石斛属植物中，罗河石斛的 LCP 最低，LSP 最高，表明其光适应范围更广。AQY 能够反映植物对弱光的转化效率，该值越大，说明叶片对弱光的利用率越高(Richardson ＆ Berlyn, 2002)。本研究中，喇叭唇石斛和滇桂石斛的 AQY 值显著大于罗河石斛和钩状石斛，表明前 2 种石斛对弱光的利用率更高，4 种石斛的 AQY 均高于束花石斛(*D. chrysanthum*)和黄花石斛(*D. dixanthum*) (朱巧玲等，2013b)。该研究结果与 4 种石斛属植物的分布情况基本一致，滇桂石斛和罗河石斛可见于光照较强的石灰山或林缘的岩石上，在林中的树干上或山谷中也有分布，光适应范围较广，喇叭唇石斛和钩状石斛分布于山地林中树干上，对强光的适应能力较差，可见 4 种石斛属植物光适应范围与其分布存在一定的联系(吉占和，1999)。

CO_2 作为植物碳反应的重要原料，是植物光合作用的重要限制因素(许爱祝等，2024)。本研究中的 4 种石斛与齿瓣石斛(刘高慧等，2014)、黑毛石斛(*D. williamsonii*)和长距石斛(*D. longicornu*)(朱巧玲等，2013a)等其他石斛属植物一样有着较高的 CSP，远高于环境中 CO_2 浓度，潜在最大净光合速率 A_{max} 远高于光响应测定的最大净光合速率 P_{max}，表明 CO_2 浓度供应不足导致 4 种石斛光合速率低，CO_2 浓度是影响其光合作用的重要因素。CCP 与初始羧化效率α均能反映植物利用低浓度 CO_2 的能力，CCP 越低利用低 CO_2 浓度能力和积累干物质能力越强(陈旅等，2016)；初始羧化效率α越高，植物对低浓度 CO_2 的利用能力越强(沈立明等，2021)。4 种石斛的 CCP 依次为滇桂石斛＞罗河石斛>钩状石斛>喇叭唇石斛，与初始羧化效率α的趋势相反。可见喇叭唇石斛更能适应低 CO_2 浓度的生境，而滇桂石斛在低浓度 CO_2 环境下生长最易受到抑制，适当增加环境中的 CO_2 浓度可以促进 4 种石斛属植物的生长。

3.2 叶绿素含量

叶绿素含量及比例是判断叶片光合能力的重要指标，叶绿素含量能够影响植物的净光合速率。地宝兰属(*Geodorum*)植物和红叶石楠(*Photinia* × *fraseri*)的研究均显示叶绿素含量与植物光合能力相关(许爱祝等，2023；周会萍等，2020)，本研究的相关性分析也显示，4 种石斛属植物叶绿素总含量 Chl 与其最大净光合速率 P_{max} 存在显著的正相关，说明叶绿素总含量可能是决定 4 种石斛属植物光合能力的重要因子。

3.3 叶片显微结构

叶片的显微结构能够反映出植物对环境的适应情况。附生于树干或岩石上石斛属植物受到不同程度的水分胁迫，其叶片性状通常表现为气孔较大、气孔密度较低，叶片和叶肉较厚(岳海涛等，2017)。本研究中 4 种石斛属植物的叶片表皮细胞较厚，有利于其储存水分，降

低蒸腾损耗以提高水分利用效率(Guo et al., 2017)。叶肉是植物进行光合作用的主要发生部位，4 种石斛属植物的叶肉细胞没有分化为栅栏组织和海绵组织，而是转化为能储藏水分的薄壁组织，这可能是其适应缺水环境的结构特征，但这种结构也在一定程度上限制了其光合能力(江浩等，2012)。气孔是植物叶片与外界环境进行气体交换以及水分流失的重要通道(Wang et al., 2014; Yang et al., 2014)。研究显示，气孔密度值的大小与植物长期所处环境的光照强度有关，高光强环境下植物的气孔密度更高，更有利于植物进行光合作用时 CO_2 的扩散(Hovenden ＆ Vander schoor et al., 2006)。大部分植物的气孔密度在每平方毫米 100~300 个范围内(刘穆，2010)，本研究中 4 种石斛的气孔密度较低(除喇叭唇石斛外，其余均低于每平方毫米 100 个)，不利于其与外界环境进行气体交换，也影响了 CO_2 的吸收速度，从而降低自身的光合速率(江浩等，2012)，但这也有利于降低水分的蒸腾速率。可见，较厚的叶肉组织和低气孔密度可能是 4 种石斛属植物应对林下弱光环境以及附生于树干缺水环境的适应机制。此外，本研究的相关性分析也显示，叶肉厚度与 P_{max} 呈负相关，气孔密度与 P_{max}、A_{max} 呈正相关，说明叶肉厚度和气孔密度可能是影响石斛属植物光合能力的重要因子。

综上所述，初步推测滇桂石斛和钩状石斛为兼性 CAM 植物，喇叭唇石斛和罗河石斛为 C_3 植物。4 种石斛均为阴生植物，喇叭唇石斛的光合能力最强，罗河石斛的光适应范围更宽，光合特性与其分布地生境存在一定联系。较厚的叶肉组织和低气孔密度可能是 4 种石斛属植物应对林下弱光环境以及附生于树干或生长于岩石缺水环境的适应机制。叶肉厚度、气孔密度及叶绿素总含量是影响 4 种石斛光合能力大小的重要因素。在引种栽培的过程中营造适宜的光照环境，适当增加 CO_2 浓度有利于 4 种石斛属植物的生长。

参考文献：

ADAME L, 1997. Photosynthetic characteristics of the aquatic carnivorous plant *Aldrovanda vesiculosa* [J]. Aquatic Botany, 59(3/4): 297-306.

BAO YH, BAI Y, PENG XY, 2008. In vitro culture and plant regeneration of *Dendrobium guangxinese* S. J. Cheng et C. Z. Tang [J]. Plant Physiology Journal, 44(2): 290. [包英华，白音，彭晓云，2008. 滇桂石斛的离体培养和植株再生 [J]. 植物生理学通讯，44(2)：290.]

BORLAND AM, ZAMBRANO VAB, CEUSTER J, et al., 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world [J]. New Phytologist, 191(3): 619-633.

CHAI SF, ZHUANG XY, WANG ML, et al., 2015. Comparison of photosynthetic characteristics between an endangered species *Camellia pubipetala* and its widespread congener *C. sinensis* [J]. Guihaia, 35(5): 623-630.[柴胜丰，庄雪影，王满莲，等，2015. 濒危植物毛瓣金花茶与其同属广布种茶光合特性的比较 [J]. 广西植物，35(5)：623-630.]

CHEN L, YANG TX, WEI AZ, et al., 2016. Research of the photosynthetic characteristics of different varieties of Chinese Prickly Ash [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 31(4): 153-161. [陈旅，杨途熙，魏安智，等，2016. 不同花椒品种光合特性比较研究 [J]. 华北农学报，31(4)：153-161.]

DONG MY, WANG JX, WU M, et al., 2022. Leaf structure and photosynthetic characteristics of two species of *Hesperis* [J]. Acta Prataculturae Sinica, 31(7): 172-184. [董梦宇，王金鑫，吴萌，等，2022. 两种香花芥属植物叶片结构及光合特性研究 [J]. 草业学报，31(7)：172-184.]

GONG CM, NING PB, WANG GX, et al., 2009. A review of adaptable variations and evolution of photosynthetic Carbon assimilating pathway in C_3 and C_4 plants [J]. Chinese Journal of Plant

Ecology, 33(1): 206-221. [龚春梅，宁蓬勃，王根轩，等，2009. C_3和C_4植物光合途径的适应性变化和进化 [J]. 植物生态学报，33(1)：206-221.]

GONG JY, WANG HX, LONG DJ, et al., 2015. Comprehensive evaluation on ornamental and utilization value of *Dendrobium* [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 42(20): 19-25. [龚建英，王华新，龙定建，等，2015. 石斛观赏利用价值综合评价 [J]. 广东农业科学，42(20)：19-25.]

GONG N, WEI YH, ZHANG WJ, 1992. Environmental regulaionb of CO_2 exchange pattern in facultative CAM plants [J]. Journal of Integrative Plant Biology(1): 51-57. [龚宁，尉亚辉，张维经，1992. 兼性景天酸代谢植物CO_2气体交换模式的环境调节 [J]. 植物学报(英文版)(1)：51-57.]

GUO CY, MA BG, MA LN, et al., 2017. Morphological, physiological and anatomical traits of plant functional types in temperate grasslands along a large-scale aridity gradient in northeastern China [J]. Scientific Reports, 7(1):40900.

HARRISON D, ANTONIO GUZMAN JQ, ARTURO SANCHEZ-AZOFEIFA G, 2021. Leaf anatomical traits of lianas and trees at the canopy of two contrasting lowland tropical forests in the context of leaf economic spectrum [J]. Frontiers in Forests and Global Change, 4: 720813

HEYDUK K, MCKAIN MR, LALANI F, et al., 2016. Evolution of a CAM anatomy predates the origins of crassulacean acid metabolism in the Agavoideae (Asparagaceae) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution,105: 102-113.

HOVENDEN MJ, VANDER SCHOOR JK, 2006. The response of leaf morphology to irradiance depends on altitude of origin in *Nothofagus cunninghamii* [J]. New Phytologist, 169(2): 291-297.

JIANG GM, 2004. Plant physiological ecology [M]. Beijing: Higher Education Press: 81. [蒋高明，2004. 植物生理生态学 [M]. 北京：高等教育出版社：81]

JIANG H, HUANG YH, ZHOU GY, et al., 2012. Acclimation in leaf morphological and eco-physiological characteristics of different canopy-dwelling epiphytes in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Plant Science Journal, 30(3): 250-260. [江浩，黄钰辉，周国逸，等，2012. 亚热带常绿阔叶林冠层附生植物叶片形态结构及生理功能特征的适应性研究 [J]. 植物科学学报，30(3)：250-260.]

JIANG YT, DUAN GM, WANG M, et al., 2019. Anatomical structure of the vegetative organs of *Calanthe tsoongiana* and their ecological adaptation [J]. Plant Science Journal, 37(3): 271-279. [蒋雅婷，段国敏，田敏，等，2019. 无距虾脊兰营养器官解剖结构及其生态适应性 [J]. 植物科学学报，37(3)：271-279.]

JI ZH, 1999. Orchidaceae[M]//CHEN XQ, LUO YB, ZHU GH. Flora Reipublicae Popularis Sinicae: Vol. 19. Beijing: Science Press: 84-123. [吉占和, 1999. 兰科[M]// 陈心启，罗毅波，朱光华. 中国植物志：第 19 卷. 北京：科学出版社：84-123.]

LENG HB, QIN J, YE K, et al., 2014. Comparison of light response models of photosynthesis in *Nelumbo nucifera* leaves under dif ferent light conditions [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 25(10): 2855-2860.[冷寒冰，秦俊，叶康，等，2014. 不同光照环境下荷花叶片光合光响应模型比较 [J]. 应用生态学报，25(10)：2855-2860.]

LI DL, JIN YQ, CUI MF, 2019. Photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Cercidiphyllum japonicu* seedling under shading condition[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 39(6): 1053-1063. [李冬林，金雅琴，崔梦凡，等，2019. 遮光对连香树幼苗光合特性及其叶片解剖结构的影响 [J]. 西北植物学报，39(6)：1053-1063.]

LI HS, 2000. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments[M]. Beijing: Higher Education Press: 134-263. [李合生，2000. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社：134-263.]

LI T, HE X, 2016. Comparative study on the macroscopical identification characters of twenty-seven herbal medicines of *Dendrobium* [J]. West China Journal of Pharmaceutical Sciences, 31(1): 54-57.

LIU GH, LI K, SUN YY, et al., 2014. Study of photosynthetic characteristics of *Dendrobium devonianum* [J]. Journal of Forestry Research, 27(2): 265-269. [刘高慧，李昆，孙永玉，等，2014. 齿瓣石斛光合特性研究 [J]. 林业科学研究，27(2)：265-269.]

LIU JF, 2021. Floral features and breeding system of *Dendrobium lituiflorum* [J]. Subtropical Agriculture Research, 17(4): 264-268. [刘江枫，2021. 喇叭唇石斛的花部特征与繁育系统[J]. 亚热带农业研究，17(4)：264-268.]

LIU M, 2010. The anatomy introduction of seed plant [M]. Beijing: Science Press: 68. [刘穆，2010. 种子植物形态解剖学导论 [M]. 北京：科学出版社：68.]

LIU ZD, 2014. The study of transformation mechanism of morphology and physiology in the switch from C3-photosynthesis to Crassulacen acid metabolism of dendrobium[D]. Wuhan：Huazhong Agricultural University：1-2. [刘张栋，2014. 石斛属植物 C3/CAM 代谢转换中形态结构及生理生化转变研究[D]. 武汉：华中农业大学：1-2.]

MAHMUD K, BELINDA EM, REMKO AD, 2018. Inferring the effects of sink strength on plant carbon balance processes from experimental measurements [J]. Biogeosciences, 15(13): 4003-4018.

MAO ZY, ZHANG WJ, 1985. A simple method for determining CAM plants [J]. Plant Physiology Journal(2): 55-56. [毛宗渊，张维经，1985. 一种判定 CAM 植物的简易方法 [J]. 植物生理学通讯(2)：55-56.]

NI XF, SUN LJ, CAI Q, et al., 2022. Variation and determinants of leaf anatomical traits from boreal to tropical forests in eastern China [J]. Ecological Indicators, 140: 108992.

OU MZ, AN MT, REN QF, et al., 2023. Comparison of photosynthetic physiological characteristics between endangered plant *Oreocharis esquirolii* and two species of same genus [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 42(1): 51-59. [欧明烛，安明态，任启飞，等，2023. 濒危植物辐花苣苔与同属 2 种植物光合生理特性的比较 [J]. 华中农业大学学报，42(1)：51-59.]

PAN LP, TANG JM, JIANG HD, et al., 2023. Comparison of photosynthesis and structure of leaves between *Manglietia aromatica* seedlings and adult plants [J]. Molecular Plant Breeding, 1-11[2024-10-23]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20231024.1320.004.html. [潘李泼，唐健民，江海都，等，2023. 濒危植物香木莲幼苗与成年植株叶片光合作用及结构比较 [J]. 分子植物育种，1-11[2024-10-23].http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20231024.1320.004.html.]

PAN XF, ZOU R, TANG JM, et al., 2024. Comparative study on photosynthetic characteristics and leaf microstructure of *Vatica guangxiensis* seedling and adult trees [J]. Guihaia, 1-15[2024-10-23]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20240305.1752.006.html. [潘鑫峰，邹蓉，唐健民，等，2024. 广西青梅幼苗与成年树木光合特性和叶片显微结构的比较研究[J]. 广西植物，1-15[2024-10-23]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20240305.1752.006.html.]

PYANKOV VI, VOZNESENSKAYA EV, KUʹZMIN AN, et al., 2000. Occurrence of C3 and C4

photosynthesis in cotyledons and leaves of Salsola species (Chenopodiaceae) [J]. Photosynthesis Research, 63(1): 69-84.

QIU S, SULTANA S, LIU ZD, et al., 2015. Identification of obligate C_3 photosynthesis in *Dendrobium* [J]. Photosynthetica, 53(2): 168-176.

RICHARDSON AD, BERLYN GP, 2002. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA [J]. American Journal of Botany, 89(1): 88-94.

SHEN LM, DAI ZW, ZHONG H, et al., 2021. Photosynthesis characteristics of three *Pleione* species [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 42(5): 1355-1360. [沈立明，戴中武，钟惠，等，2021. 3 种独蒜兰属植物的光合特性 [J]. 热带作物学报，42(5)：1355-1360.]

SHEN ZG, CHEN CQ, WANG LL, et al., 2010. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of three *Dendrobium* species [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 30(10): 2067-2073. [沈宗根，陈翠琴，王岚岚，等，2010. 3 种石斛光合作用和叶绿素荧光特性的比较研究 [J]. 西北植物学报，30(10)：2067-2073.]

SHI SL, WANG YC, ZHOU HB, et al., 2012. Comparative analysis of water related parameters and photosynthetic characteristics in the endangered plant *Tetraena mongolica* Maxim. and the closely related *Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim. [J]. Acta Ecologica Sinica, 32(4):159-169. [石松利，王迎春，周红兵，等，2012. 濒危种四合木与其近缘种霸王水分关系参数和光合特性的比较 [J]. 生态学报，32(4):159-169.]

SONG J, LI SF, LI SF, et al., 2019. Effects of shading on photosynthesis and anatomicalstructure in leaves of *Rhododendron* [J]. Guihaia, 39(6): 802-811. [宋杰，李树发，李世峰，等，2019. 遮阴对高山杜鹃叶片解剖和光合特性的影响 [J]. 广西植物，39(6)：802-811.]

SU WH, ZHANG GF, 2003a. Primary study on photosynthetic charateristics of *Dendrobium nobile* [J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 26(3): 157-159. [苏文华，张光飞，2003a. 金钗石斛光合作用特征的初步研究 [J]. 中药材，26(3)：157-159.]

SU WH, ZHANG GF, 2003b. The photosynthesis pathway in leaves of *Dendrobium officinale* [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 27(5): 631-637. [苏文华，张光飞，2003b. 铁皮石斛叶片光合作用的碳代谢途径 [J]. 植物生态学报，27(5)：631-637.]

SUN AC, 1995. Investigations on leaves of *Cymabidium*, *Paphiopedilum*, *Dendrobium* under scanning election micrscope [J]. Plant Science Journal, 13(4): 289-294. [孙安慈，1995. 兰属、兜兰属、石斛属植物叶片的扫描电镜观察 [J]. 武汉植物学研究，13(4)：289-294.]

TIAN M, YU GR, HE NP, et al., 2016. Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors [J]. Scientific Reports, 6(1): 19703.

WANG HZ, LU JJ, SHI NN, et al., 2006. Analysis of genetic diversity and affinity relationships among 13 species of *Dendrobium* Sw. by RAPD [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 37(4): 588-592. [王慧中，卢江杰，施农农，等，2006. 利用 RAPD 分析 13 种石斛属植物的遗传多样性和亲缘关系 [J]. 中草药，37(4)：588-592.]

WANG K, WEI XJ, LI BC, et al., 2019. Relationship between leaf anatomical structure and drought resistance of *Camellia* sect. *Chrysantha* [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 39(12): 34-39. [王坤，韦晓娟，李宝财，等，2019. 金花茶组植物叶解剖结构特征与抗旱性的关系 [J]. 中南林业科技大学学报，39(12)：34-39.]

WANG RL, YU GR, HE NP, et al., 2014. Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a function of Plant Functional Type: evidence from Changbai Mountain [J] PLoS ONE, 9(12): e115395.

WEI Y, LI L, ZHANG ZJ, et al., 2010. Tissue culture and rapid propagation of *Dendrbium lohohense* Tang et Wang [J]. Plant Physiology Journal, 46(12): 1257-1258. [韦莹，李力，张占江，等，2010. 罗河石斛的组织培养与快速繁殖 [J]. 植物生理学通讯，46(12)：1257-1258.]

WU TR, AN MT, WANG K, et al., 2024. The vegetative organ structure and ecological adaptability of six orchid species in Karst area in the Beipan River of Guizhou Province [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinic, 44(2): 319-329. [吴天柔，安明态，王琨，等，2024. 贵州北盘江喀斯特地区 6 种兰科植物结构及其生态适应性 [J]. 西北植物学报，44(2)：319-329.]

XIAN XL, CHEN R, WAN B, et al., 2013. Wild Spring *Dendrobium* resources'collection, preservation and evaluation of ornamental and use values in Southwest China [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 26(3): 1184-1189. [鲜小林，陈睿，万斌，等，2013. 西南地区野生春石斛资源搜集、保存与观赏利用价值评价 [J]. 西南农业学报，26(3)：1184-1189.]

XU AZ, JANG HD, PU QK, et al., 2024. Comparative study on leaf anatomical structures and photosynthetic characteristics of three *Geodorum* species [J]. Guihaia, 44(1): 113-125. [许爱祝，江海都，浦乾琨，等，2024. 三种地宝兰属植物叶片解剖结构及光合特性的比较研究 [J]. 广西植物，44(1): 113-125.]

XU L, ZHANG LY, YI B, et al., 2022. Genetic dissection of *Brassica napus* photosynthetic pigment content diversity and identification of loci associated with photoperiod and alkaline soil responses [J]. Industrial Crops and Products, 186: 115294.

YANG HQ, LEI L, DONG W, et al., 2021. Distribution of *Dendrobium* plant resources and breeding of new varieties in China [J]. China Seed Industry(12): 14-21. [杨红旗，李磊，董薇，等，2021. 我国石斛植物资源分布及其新品种选育 [J]. 中国种业(12): 14-21.]

YANG LN, WANG Y, HU Q, et al., 2011. Comparative study on photosynthesis between three *Dendrobia* and *Kalanchoe daigremontiana* [J]. Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 31(4): 294-301. [杨丽娜，王雁，胡青，等，2011. 三种石斛与大叶落地生根光合作用比较研究 [J]. 山西农业大学学报(自然科学版)，31(4)：294-301.]

YANG XX, YANG BY, JI CJ, et al., 2014. Large-scale patterns of stomatal traits in Tibetan and Mongolian grassland species [J]. Basic and Applied Ecology, 15(2): 122-132.

YE ZP, 2010. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO_2 [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 34(6): 727-740. [叶子飘，2010. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报，34(6)：727-740.]

YOKOYA NS, NECCHI O, MARTINS AP, et al., 2007. Growth responses and photosynthetic characteristics of wild and phycoerythrin-deficient strains of *Hypnea musciformis*(Rhodophyta) [J]. Journal of Applied Phycology, 19(3): 197-205.

YUE HT, SUN DC, XU JP et al., 2017. Water adaptive strategies of *Dendrobium* plant based on correlation analyses among leaf traits [J]. Journal of West China Forestry Science, 46(4): 113-120. [岳海涛，孙大成，许俊萍，等，2017. 基于叶片性状间相关性分析的石斛属植物的水分适应策略 [J]. 西部林业科学，46(4)：113-120.]

ZHANG YJ, CHU MJ, LIU XQ, et al., 2017. Leaf growth model and anatomical structure of *Paphiopedilum pacific* [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 38(7): 1230-1234. [张英杰，初美静，刘学庆，等，2017. 肉饼兜兰叶片生长模型与解剖结构研究 [J]. 热带作物学报，38(7)：1230-1234.]

ZHOU AQ, 2019. The study on the photosynthetic characteristics and the adaptive evolution of chloroplast genome of Dendrobium[D]. Nanjing: Nanjing Normal University: 13-19. [周安琪，2019. 石斛属植物光合特性及叶绿体基因组适应性进化研究[D]. 南京：南京师范大学：13-19.],

ZHOU HP, WANG XB, XU X, et al., 2020. Photosynthetic characteriscs of *Photinia fraseri* leaves at different ages [J]. Journal of West China Forestry Science, 49(1): 39-45. [周会萍，王晓冰，徐鑫，等，2020. 红叶石楠不同叶龄叶片的光合特性研究 [J]. 西部林业科学，49(1)：39-45.]

ZHOU Y, ZHOU HY, HU J, et al., 2013. Effect of substance and fertilization on the growth of *Dendrobium guangxiense* [J]. Guizhou Forestry Science and Technology, 41(3): 51-53. [周艳，周洪英，胡瑾，等，2013. 栽培基质和施肥方式对滇桂石斛引种栽培的影响 [J]. 贵州林业科技，41(3)：51-53.]

ZHU QL, LENG JY, YE QS, 2013a. Photosynthetic characteristics of *Dendrobium williamsonii* and *D. longicornu* [J]. Chinese Bulletin of Botany, 48(2): 151-159. [朱巧玲，冷佳奕，叶庆生，2013a. 黑毛石斛和长距石斛的光合特性 [J]. 植物学报，48(2)：151-159.]

ZHU QL, LENG JY, YE QS, 2013b. Study on Photosynthetic characteriestics of *Dendrobium chrysanthum* and *Dendrobium dixanthum* [J]. Journal of South China Normal University(Natural Science Edition), 45(2): 97-103. [朱巧玲，冷佳奕，叶庆生，2013b. 束花石斛和黄花石斛的光合特性研究 [J]. 华南师范大学学报(自然科学版)，45(2)：97-103.]